

Talaj és gyökér kölcsönhatások a tápanyagfelvételben

A "felvehető tápanyagmennyiség" általánosan használt fogalom a talaj termékenységével, ill. ennek fokozásával foglalkozó irodalom széles körében. Leggyakoribb értelmezésben a termés nagyságával vagy a növény által kivont tápanyag mennyiségével szoros összefüggésbe hozható, kémiai kivonással kinyert, tehát a talaj tápanyagállapotára jellemzőnek tekintett, tápanyagmennyiséget értik alatta. Valójában az a tápanyagmennyiség felvehető a növény számára, ami a gyökérfelületre kerül a növekedés folyamán. Ez mind a talaj tápanyagszolgáltatási jellemzőitől, mind a növény tápanyagfelvételi képességétől, valamint a megvalósulásukra ható ökológiai feltételektől függ (DE WILLIGEN & VAN NOORDWIJK, 1988; BARBER, 1988; SKOGLEY & SCHAFF, 1985).

A talaj tápanyagszolgáltatását meghatározó tényezők közül alapvető, hogy a talajban az adott tápanyag a növény számára felvehető formában legyen jelen és koncentrációja a gyökérfelületen meghaladjon egy (a növény felvételi jellemzőjének tekinthető) küszöbértéket (C_{min}), amely érték alatt a tápanyagfelvételi folyamat nem működik. Tehát a gyökérhez történő transzport sebessége és/vagy a gyökér közvetlen környezetében lévő tápanyag-

mennyiség meghatározó tényezők a növény tápanyagellátásában. Ugyanakkor nagy jelentősége van a növény aktív szerepének a talajban folyó tápanyagtranszport sebességének növelésében (tápanyagelvonás), a transzporttávolságok csökkentésében (gyökérnövekedés) és a tápanyag feltáródásában (fiziko-kémiai hatás).

Tápanyagtranszport a talajban

A növény vízfelvétele a talaj oldatfázisának a gyökér irányába történő áramlását hozza létre. Azok a tápanyagok, amelyek csak kismértékben kötődnek meg a talajmátrix felületén és koncentrációjuk viszonylag nagy a talajoldatban, a növény számára kielégítő mennyiségben jutnak a gyökérfelületre a tömegáramlással (BARBER, 1984; NYE & TINKER, 1977; BARBER & OZANNE, 1970). A tömegáramlás jelentősége a növény tápanyagellátásában tág határok között változik a növényfaj, ill. a klímatis és a nedvesséviszonyok alakulásának megfelelően a transzspirációra gyakorolt jelentős hatásuk miatt ugyanazon talajban is.

Vannak azonban olyan tápanyagok, amelyeket a növények sokkal nagyobb sebességgel vesznek fel a talajoldatból,

mint ahogy tömegáramlással a gyökér felszínére kerülnének (PRENZEL, 1979) és ennek következtében a talajfelszín közelében a koncentrációjuk lecsökken az egész talajtömegbeni koncentrációjukhoz képest, azaz hiányzóna ("kimerülési zóna") alakul ki a gyökér körül (BHAT & NYE, 1973; NYE & TINKER, 1977; KUCHENBUCH & JUNGK, 1982). A tápanyagfelvétel tehát a gyökér mikrokörnyezetében koncentrációgradienst hoz létre és tart fenn, ezáltal létrejön egy diffúziós folyamat, amely révén további tápanyagmennyiség kerül a gyökérfelszínre. A kérdéses tápanyag mozgékonyága, koncentrációja a talajoldatban dönti el, hogy az említett két transzportfolyamat milyen arányban vesz részt a növény táplálásában. Így pl. a foszfor transzportjában a diffúzió a meghatározó folyamat (BARBER, 1984; OLSEN & KEMPER, 1968; NYE & TINKER, 1977) és ez általában a káliumra is igaz (DREW & NYE, 1969; BARBER, 1984). Ha ilyen esetben a tápanyagfelvétel sebessége meghaladja a diffúzió sebességét, ez utóbbi fogja meghatározni (korlátozni) a felvételi sebességet, vagyis a tápanyagszolgáltatás fogja limitálni a tápanyagfelvételt (OLSEN & KEMPER, 1968; BALDWIN & NYE, 1972). Minél kisebb pl. a foszfor diffúzió sebessége a talajban, annál kisebb sugarú az a gyökér körülvívő talajhenger, amelyből a foszfort a növény képes felvenni (VÉGH et al., 1990). Jelentősen befolyásolja a diffúzió sebességét a talaj szerkezete, nedvességtartalma és az adott tápanyag koncentrációja a talajban (OLSEN & WATANABE, 1970; BOULDIN, 1961), pl. saját vizsgálataink szerint mind a makro-, mind a mikropórusokban történő P- és K-diffúzió sebessége a talaj nedvességtartalmának, ill. AL-P- és K-

tartalmának növelésével többszörösére nőhet (VÉGH et al., 1990). Kevésbé termékeny, kis tápanyagtartalmú talajokban a diffúzió még nagyobb jelentőségű (BARBER, 1984; PRENZEL, 1969). Ilyen feltételek mellett a gyökérfelület, azaz a talaj minél nagyobb felületével találkozó aktív tápanyagfelvívő felület nagysága, növekedése alapvetően meghatározó a növény tápanyagigényének kielégítésében (HALLMARK & BARBER, 1981).

A gyökérrendszer súlyához viszonyított felülete az ún. specifikus gyökérfelület (SRA) - genetikusan meghatározott, de az ökológiai feltételekre viszonylag rugalmasan reagáló paraméter - meghatározó tényező lehet a tápanyagellátásban (LOHMUS et al., 1989). Minél kisebb az egységnyi felületű gyökér súlya, annál kevesebb asszimilátum allokációjával - azaz energiaráfordítással - jár a gyökérnövekedés, így a növény kisebb föld alatti biomasszával nagyobb föld feletti tud létrehozni, ill. fenntartani, továbbá nagyobb szárazanyag-, ill. tápanyag akkumulációra képes a természetben, mint a gyökér növelésére több energiát befektető növény.

REX és munkatársai (1985) szabadföldi kísérletében a szárazanyaghozam szignifikáns összefüggésben volt a szántott rétegben mért gyökérsűrűséggel, amit a gyökérsűrűség foszforfelvételre gyakorolt hatásával indokoltak. Az irodalomból ismert, hogy az intenzívebb begyökerezés (nagyobb gyökérsűrűség) javítja a foszfor hasznosulását, míg a nitrát felvételét bizonyos esetekben megnöveli, esetenként nem befolyásolja a gyökérsűrűség (CONFORTH, 1968; SCHENK & BARBER, 1979; ROBINSON & RORISON, 1983). Ez összhangban van az előzőekben

vázoltakkal: a sűrűbb gyökérzet nagyobb mennyiségű talajt ér el és merít ki, ugyanakkor a foszfor lassú diffúziója következtében az egyes gyökerek körüli hiányszónak nem kerülnek átfedésbe, így a gyökerek nem vonnak el egymás elől foszfort, ezzel szemben a mozgékony nitrát vonatkozásában a szomszédos gyökerek könnyen versengő helyzetbe kerülhetnek.

A gyökér tápanyagfelvétele

A tápanyagfelvétel folyamatának leírására a Michaelis-Menten kinetikát alkalmazzák (CLARKSON, 1985; BARBER, 1984; DREW et al., 1984; NIELSEN & BARBER, 1978). Az intakt növény tápanyagfelvételét többféle módszerrel is lehet vizsgálni (AGÜERA et al., 1990; JUNGK & BARBER, 1975; SIDDIQUI & GLASS, 1983; PETTERSSON, 1986). Széles körben alkalmazott módszer a rövid ideig tartó (max. néhány órá) koncentráció sorozatból történő felvételi periódus után a radioaktív jelzett felvett elem mérése a növényben. Másik módszer a növényi felvétel hatására a tápoldatban bekövetkezett koncentráció-csökkenés nyomon követése és a tápanyagfelvételi folyamatot leíró Michaelis-Menten kinetika illesztése. Az ionfelvételi izoterma paraméterei az (V_{\max}) I_{\max} = maximális influx, K_m = Michaelis-Menten állandó, és E = a gyökérből történő efflux sebessége. A nettó influx (I_n) a gyökérfelületen adott koncentráción:

$$I_n = [(I_{\max} C_1) / (K_m + C_1)] - E$$

$$I_n = I_{\max}(C_1 - C_{\min}) / (K_m + C_1 - C_{\min})$$

ahol:

I_{\max} = maximális influx;

C_1 = tápanyag-koncentráció a gyökérfelületen;

C_{\min} = az a koncentráció-küszöb, ami alatt nincs nettó tápanyagfelvétel;

$K_m = C_1 = C_{\min}$, ha $I_n = 1/2 I_{\max}$.

Az aktív tápanyagfelvétel szoros összefüggésben van a növény mindenkori anyagcseréjével, érzékenyen reagál annak változására; alakulása kinetikai paraméterek becslése alapján nyomon követhető (LEE, 1982; GLASS, 1980; WHITE, 1973). A nettó tápanyaginflux jól kimutathatóan változik a növény ontogenezise folyamán; előbb nő, a vegetatív fázisban maximumot ér el, majd csökken a reprodukív fázisban (JUNGK & BARBER, 1975; ERDEI et al., 1983; JENSEN, 1978; PERBY & JENSEN, 1984).

A gyökérben apoplazmában mozgó tápanyagok (pl. Ca) esetében a felvétel a gyökér korától is függ, u.i. mindig csak azon a - fiatal - szakaszon történik, amelyben az endodermisz még nem differenciálódott teljesen. A szimplazmás transzportú tápanyagok (pl. P, K), ahogy árpa vizsgálatokon is kimutatták, mind a fiatalabb, mind az idősebb gyökérszegmensekben áthaladnak az endodermiszen és szabadon transzlokálódnak a hajtásba (RUSSELL & CLARKSON, 1973; RUSSELL & SANDERSON, 1967; CLARKSON et al., 1968). Ellentétben a klasszikus elképzeléssel, a mai felfogás szerint a gyökereknek nincs általában egy felvételi szakasza ahol a szükséges tápanyagmennyiség nagy része felvételre kerülne. Bármely kéreggel rendelkező zóna felvételi hatékonysága a gyökérfelületre történő

tápanyagmozgás függvénye. A növekvő csúcsi részek folyamatosan új és új tápanyagforrást érnek el és bizonyos feltételek között a lassan diffundáló tápanyagokra érvényes lehet, hogy a gyökércsúcsok mögötti fiatal szakaszok a legjelentősebb tápanyagszolgáltatók a növény számára.

A tápanyagfelvétel sebessége függ a növény tápanyagigényétől, ami a növekedés és asszimiláció megoszlás függvénye (NYE & TINKER, 1977; PETTERSSON, 1986; WHITE, 1973). Így pl. az ontogenezis folyamán a növekedési sebesség alakulásában bekövetkezett változások kimutatható hatással voltak az angolperje, árpa és retek káliumfelvételére (WILDE et al., 1979). RODGERS és BARNEIX (1988) hat búzafajta nitrátfelvételét és növekedési sebességét vizsgálta. Szoros összefüggést mutattak ki a N-felvételi sebesség és a növekedési sebesség között, és eredményeik alapján legalább két nitrát-felvételt szabályozó mechanizmus működését tételezik fel: egyet alacsony, másikat nagy igény esetén. A növekedés - tápanyagigény - tápanyagfelvétel vizsgálatokból az a következtetés vonható le, hogy a tápanyagfelvétel és a transzport sebességét elsősorban a szükséglet határozza meg a növény részéről.

A növény szabályozza a tápanyagfelvételt mindaddig, amíg az adott tápanyag koncentrációja a gyökérfelszínen jelentősen a mikromoláris szint alá nem süllyed (ekkor már a talaj tápanyagszolgáltatása limitálja a felvételt). A felvételi kinetikai paraméterekben kifejezett gyökérjellemzők nem állandók. SEWARD és munkatársai (1990) különböző káliumellátáson búza K-felvételét vizsgálták. A modellek alapján az alacsony káliumszinteken a K-felvétel jól becsülhető volt, a bőséges

káliumellátás szintjein azonban, ahol a növény igénye szabályozta, négy-szeresen túlbecsülték a káliumfelvételt. Feltételezésük szerint a felvételi paraméterek meghatározási feltételei a mérés folyamán - mivel a talajban, ill. az oldatkultúrában nevelt növény anyagcsereállapota, tápanyagigénye alapvetően különböző lehet - olyan nagy hibát hozhatnak a paraméterek értékébe, (I_{\max}), amivel az eltérés magyarázható.

Tápanyaghiány hatása a tápanyagfelvételre

A tápanyaghiány mind a növekedésre, mind a felvételi paraméterekre hat. Ha valamely tápanyag szolgáltatása nem megfelelő, a növekedés lelassul a tápanyagszolgáltatásnak megfelelő szintre, a többi ökológiai tényező által lehetővé tett szint alá. A tápanyaghiány következtében megváltozhat az egyes szervek közötti tápanyagmegoszlás (SCHJÖRRING & JENSEN, 1987), ami szoros összefüggésben van a növény növekedési stratégiájával (SIEVANEN et al., 1988). A gyökérzet sok esetben gyorsabban nő, mint a hajtás (BROUWER, 1962; FINDENEGG, 1990; CHAPIN & BIELESKI, 1982). A gyökérzet morfológiája változik, ami megnyilvánulhat az elágazások számának, az egész gyökér hosszának, súlyának változásában, amint azt ADALSTEINSON és JENSEN (1988) tápoldatos vizsgálatai megerősítik. A talajban nőtt árpa foszforhiány esetén elágazó, vékonyabb gyökérzetet fejleszt (HALLMARK & BARBER, 1984; VÉGH, 1991) ami új, érintetlen talajrészek P-tartalmának elérését teszi lehetővé, és a relatíve nagyobb felvevő felület által is a gyökér

tápanyagfelvételi lehetőségeit javítja (DREW & SALER, 1975, 1978).

A felvevő felület kiterjesztésének másik lehetősége a gyökérszőrök fejlesztése (DREW & NYE, 1979; SCHENK & BARBER, 1979). FÖHSE és JUNGK (1983) foszforhiányra adott adaptív válaszként tápoldatban nevelt növények fokozott gyökérszőr képzését figyelték meg. Kimutatták, hogy a gyökérszőrök képződését nem a külső közeg P-hiánya, hanem a növény szöveteinek alacsony P-koncentrációja indukálta. FÖHSE és munkatársai (1991) talajban nőtt növényeken is bizonyították a gyökérszőrök sűrűségének és hosszának jelentős hatását a felvett foszfor mennyiségére.

A gyökérszőrök teljes felületükön felvehetik a tápanyagokat, de gyakran olyan sűrűn helyezkednek el egymás mellett, hogy hiányzónájuk rövid idő alatt átfedésbe kerül, így a gyökér sugara tápanyagfelvétel szempontjából gyökérszőrhossznyival megnő; így is jelentősen nő a felvevő felület (ITOH & BARBER, 1983a,b). Nagyon kedvező a P-felvétel szempontjából, hogy mind a gyökérszőrök, mind a vékony, hosszú gyökérzet fejlesztése energiatakarékos adaptáció, kisebb asszimilátum transzlokációval jár, mint a morfológiai változás nélküli gyökérnövekedés. Ugyanakkor nem, vagy csak kismértékben növeli az egységnyi talajtömegre jutó gyökértömeget, ami az optimális nitrogénfelvétel egyik alapfeltétele (ROBINSON & RORISON, 1983).

Rendkívüli mértékben kiterjeszti a növény számára tápanyagforrást jelentő talajtérfogatot a mikorrhiza. A mikorrhiza hifák jóval nagyobb távolságra terjednek ki, mint a gyökérszőrök. A mikorrhiza fertőzés általában elősegíti a növényi növekedést tápanyaghiányos

talajon, főleg a foszfor és egyéb, lassan mozgó tápanyagok felvételének fokozása következtében (SYLVIA, 1989). A mikorrhiza jelentőségét a növény tápanyagfelvételében elsősorban a foszforfelvételre gyakorolt hatása és a hifák közötti kapcsolat szempontjából vizsgálták (RHODE & GERDEMANN, 1975; SKINNER & BOWEN, 1974). A gombafonalak igen kiterjedt, sűrű hálózata nagy távolságú, gyors, hatékony P-transzlokálásra képes (PEARSON & TINKER, 1975). Ugyanakkor a mikorrhiza fertőzöttség jelentősen befolyásolja a gazdanövényben az asszimilátum megoszlást, ezen keresztül a növekedést és gyökérmorfológiát (KATHARI et al., 1990; AMJEE et al., 1989). Kimutatták a mikorrhiza fertőzés P-felvételt fokozó hatását tápoldatban is, a K_m csökkentése révén az alacsony koncentrációtartományban (HOWELER et al., 1981; CRESS et al., 1979).

Az előzőektől eltérő adaptációs lehetőség a felvétel hatékonyságának (I_{max} és K_m értékének) változtatása. GLASS (1975), BÉRCZI és munkatársai (1982) megállapítják, hogy szoros összefüggés van az árpagyökerek káliumtartalma és a K_m és I_{max} értéke között. Ugyancsak árpa esetében a felvételi paraméterek különböző módon változtak a P- és K-hiány hatására (LEE, 1982; DREW et al., 1984). A gyökérből a hajtásba történő foszfor- ill. káliumtranszport a belső koncentráció függvénye, ami többféle mechanizmussal is szabályozott (ERDEI et al., 1984). MARSCHNER és CAKMAK (1986) szerint a gyökérfelszínről a gyökérből történő foszforfelvételt a xylémbe történő P-leadás, ez utóbbit pedig a floémnedvben a hajtásból a gyökérbe visszajutó foszfornak, ill. anyagcsere-származéka-

inak koncentrációja szabályozza. Így a felvétel és a transzport egymással szoros összefüggésben van.

A megfelelő belső tápanyagkoncentráció fenntartása érdekében a külső koncentráció csökkenésére vagy növekedésére adott elsődleges válasz a felvételi kinetika változása (JUNGK et al., 1990). A kinetikai paraméterek változása megelőzi azt az állapotot, amikor a növekedés lelassul a tápanyaghiány következményeként.

A N-, P-, K-stressz további hatására lelassul a növekedés és a gyökérzet viszonylagos megnövelése következik be.

További igen fontos alkalmazkodási mód a tápanyag-felvehetőség növelése a gyökérkörnyezetben, azaz a tápanyag-feltáródás, mobilizálódás előmozdítása. Bizonyos növények inkább, mások kevésbé képesek a kémiai feltárára, ami bekövetkezhet a rhizoszféra mikroorganizmusokon keresztül, de közvetlenül a talaj pH-jára gyakorolt hatással is, vagy szelektív tápanyagfelvétellel, vagy szerves sav kibocsátással (GARDNER et al., 1981, 1983; NYE, 1981). Megjegyzendő, hogy minél kiterjedtebb a gyökérzet, annál nagyobb tömegű talaj tápanyagtartalmának felvehetőségét képes a növény befolyásolni, így több tápanyagot felvehetővé tenni.

GRINSTED, HEDLEY, NYE és WHITE a repce gyökérzetének P-feltáró hatását vizsgálták. A foszfor-szegény talaj könnyen felvehető P-tartalma sűrű begyökereszettség mellett 2-3 hét után 40 %-kal csökkent; ekkorra a talajoldat P-koncentrációja mikromoláris szint alá süllyedt. A növényeken hiánytünetek jelentkeztek, a gyökérkörnyezetben a foszfatáz aktivitás jelentősen nőtt. A gyökérkörnyezetben a pH hirtelen (2,4

egységnyi) csökkent. A növény kation:anion felvételének egyensúlya a kationtöbblet felé tolódott el, habár a nitrogént kizárólag nitrát formában adták. A nitrátfelvétel jelentősen csökkent, feltehetően a P-hiány következtében, hiszen a nitrátszolgáltatás kielégítő volt. A pH csökkenése elősegítette a szilárd fázishoz kötött foszfor feltáródását, amit deszorpciós vizsgálatokkal bizonyítottak. Ugyanakkor, bár a szerves P-tartalom is nőtt, a gyökérdepozitot fogyasztó mikroorganizmusok vagy a gyökerek szerves sav termelésének nem volt kimutatható hatása a foszfor feltáródásra (GRINSTED et al., 1982; HEDLEY et al., 1982a,b).

MARSCHNER és RÖMHELD (1983) kimutatták, hogy a kation:anion felvétel egyensúlyának eltolódásából származó pH-változás a gyökérzet különböző részei körül nem azonos irányú, azaz, miközben néhány gyökér körül a talaj lúgosabbá válik, más gyökerek körül savanyodik. A pH helyi változtatásával lehetővé válik a növény számára a talaj mikroheterogenitásának kihasználásával a különböző tápanyagok felvehetőségének növelése és ezáltal a harmonikus táplálkozás.

A különböző talaj- és gyökérparaméterek hatásának vizsgálata szimulációval

A talajban történő tápanyagtranszport és a növényi tápanyagfelvétel összefüggéseinek leírására különböző, a tápanyagfelvétel és a tápanyagszolgáltatás dinamikus kölcsönhatását szimuláló mechanisztikus modellek születtek (pl. NYE & TINKER, 1977; CLAASSEN & BARBER, 1976; BARBER & CUSHMAN, 1981; DE WILLIGEN & VAN NOORD-

WIJK, 1987), REGINATO et al., 1990, 1991). Ezek az általánosan használt modellek azonos elveken alapulnak. A modellekben a tápanyag transzportja tömegáramlás és diffúzió útján történik, és felvételének sebességét a gyökérfelületen való koncentrációja határozza meg, Michaelis-Menten típusú összefüggésben. Bizonyos korlátok között jól alkalmazhatók a tápanyagszolgáltatás, -felvétel összefüggő folyamatának leírására. Gyakori hibájuk azonban, hogy a tápanyagszolgáltatás extrém tartományokban nem alkalmasak a jelenség leírására. Például, foszforhiányban, vagy túlzott kálium-ellátottságnál, stb. Oka az a sokrétű adaptációs tevékenység, amelyre a növény képes a tápanyagstressz elhárítása érdekében. Ezek - a fentiekben már tárgyalt funkciók - a növekedési sebesség csökkentése, metabolikus gyűjtőhely áthelyezés, gyökérfelület növelés (gyökérszőrképződés) felvételi kinetikai paraméterek változása, kémiai aktivitás.

Rendkívül tanulságos a modellek érzékenységének vizsgálata a különböző paraméterek változtatására.

SILBERBUSH és BARBER (1983) a Cushman-modell (CUSHMAN, 1981) érzékenység vizsgálatánál kimutatták, hogy a P-felvétel becsült értékére a gyökérfelület nagyságának változása volt a legnagyobb hatással, majd a talaj transzport-paraméterei (a talajoldat kiindulási P-koncentrációja, foszfor-pufferkapacitás, diffúziós együttható), végül a felvételi kinetikai paraméterek következtek. A gyökérfelület nagyságának jelentőségére utalnak FÖHSE és munkatársai (1991) eredményei: a gyökérszőrképzés által megnövelt felület, mint input paraméter bevonása jelentősen javította a felvett P-meny-

nyiség becslésének jóságát a vizsgált 7 növényfajnál.

Amint ANURADHA és NARAYANAN (1991) tápoldatos vizsgálataiból kitűnik, tápanyaghiányban a növény egyszerre több elhárító mechanizmust is működtet. Szoros összefüggést mutatnak ki ugyanis a foszforhiány és a protonkibocsátás, fokozott gyökérfelület növekedés, valamint a normálistól eltérő alakú, hosszabb gyökérszövet képződése között. BARBER és CHEN (1990) a Barber-Cushman modellt tesztelve jelentősen javították a felvett P-mennyiség becslését a fokozott gyökérfelület növekedés és a pH által szabályozott foszforfeltáródás figyelembevételével.

Foszforhiány esetén igen jelentős lehet a gyökér általi kémiai feltárásból származó felvehető foszformennyiség. *Lupinus albus* proteoid gyökér-tevékenységét modellezték GARDNER és munkatársai. A gyökér által a környezetébe kibocsátott szerves savak és redukáló anyagok P-, Mn- és Fe-felvételre gyakorolt hatását vizsgálva megállapították, hogy a proteoid gyökérzet nem elsősorban mint megnövelt felvevő felület, hanem mint megnövelt kiválasztó felület fokozza jelentősen a vizsgált tápanyagok felvehetőségét (GARDNER & BOUNDY, 1983; GARDNER et al., 1981; GARDNER et al., 1983).

NYE (1984) a gyökér protonkibocsátásának a gyökérkörnyezetben a foszfor koncentráció profiljára gyakorolt hatását modellezte. Megállapította, hogy a koncentrációgradiens nagyságát és a hiányzó kiterjedését a proton és a foszfát diffúziós együtthatójának aránya szabja meg, ami sajátos talajtulajdonságok függvénye. NYE és KIRK (1987) az apatit feltáródását vizsgálták. Modelljükben az apatitból történő foszforfeltáródásra a

gyökérkörnyezet pH-változása, a gyökerek protonkibocsátása és az apatit szemcsék felületnagysága volt a legnagyobb hatással. A feltáródott foszfor növény által felvett mennyisége a szerzők szerint nagymértékben függ a gyökérsűrűségtől, bár a feltáródás maga nem. Minél kisebb a talaj P-pufferkapacitása, annál nagyobb a gyökér foszforfelvételének hatása a feltáródásra.

Ahhoz, hogy megértsük a gyökérzet tápanyagfelvételének és a talaj tápanyagszolgáltatásának kölcsönhatásait, szem előtt kell tartunk, hogy a gyökérzet aktív: befolyásolja a talaj tápanyagszolgáltatását, nemcsak az anyagelvonás, hanem a különböző hatású anyagok leadása révén is.

A gyökérszóna tápanyagtranszport folyamatainak leírása csak a talaj tápanyagmozgás szempontjából fontos sajátos tulajdonságainak és a gyökérzet aktivitásának (tápanyagfelvételi, növekedési, morfológiai, fiziko-kémiai funkcióit jellemző paramétereinek) ismerete alapján, az adott feltételek közötti jelentőségük figyelembe vételével lehetséges.

Irodalom

- ADALSTEINSSON, S. & JENSEN, P., 1988. Root development in winter wheat grown at different N/P supply: root length patterns and N-P interactions in phosphate uptake. *Phys. Plant.* **72**. 271-278.
- AGÜERA, E. et al., 1990. Nitrate and nitrite uptake and reduction by intact sun-flower plants. *Planta*. **182**. 149-154.
- AMJEE, F., TINKER, D. B. & STRIBLEY, D. P., 1989. Effects of phosphorus on the morphology of VA mycorrhizal root system of leek (*Allium porum* L.). *Plant & Soil*. **119**. 336-344.
- ANURADHA, M. & NARAYANAN, A., 1991. Promotion of root elongation by phosphorus deficiency. *Plant & Soil*. **136**. 273-275.
- BALDWIN, J. P., TINKER, P. B. & NYE, P. H., 1972. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. II. The theoretical effects of rooting density and pattern on uptake of nutrient from soil. *Plant & Soil*. **36**. 693-708.
- BARBER, S. A., 1984. Soil nutrient bioavailability. Wiley & Sons, New York.
- BARBER, S. A. & CUSHMAN, J. H., 1981. Nitrogen uptake model for agronomic crops. In: *Modeling Wastewater Renovational Treatment*. (Ed.: ISKANDER, I. K.) 382-409. Wiley & Sons, New York.
- BARBER, S. A. & CHEN, J. 1990. Using a mechanistic model to evaluate the effect of soil pH on phosphorus uptake. *Plant & Soil*. **124**. 183-186.
- BARBER, S. A. & OZANNE, P. G., 1970. Autoradiographic evidence for the

- differential effect of 4 plant species in altering the Ca-content of the rhizospheric soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **34**, 635-637.
- BÉRCZI, A. et al., 1982. Potassium transport in wheat seedlings grown with different potassium supplies. I. Ion contents and potassium influx. *Physiol. Plant.* **55**, 371-376.
- BHAT, K. K. S. & NYE, P. H., 1973. Diffusion of phosphate to plant roots in soil. I. Quantitative autoradiography of the depletion zone. *Plant & Soil.* **38**, 161-175.
- BOLE, J. B., 1973. Influence of root hairs in supplying soil phosphorus to wheat. *Can. J. Soil Sci.* **53**, 169-175.
- BOULDIN, D. R., 1962. Mathematical description of the diffusion processes in the soil-plant system. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **25**, 476-479.
- BROUWER, R., 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agric. Sci.* **31**, 283-356.
- CHAPIN, F. S. & BIELESKI, R. L., 1982. Mild phosphorus stress in barley and a selected low phosphorus adapted barley grass: P fractions and P absorption in relation to growth. *Physiol. Plant.* **54**, 309-317.
- CLAASSEN, N. & BARBER, S. A., 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. *Agron. J.* **68**, 961-964.
- CLARKSON, D. T., 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **36**, 77-115.
- CLARKSON, D. T. & HANSON, J. B., 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**, 239-298.
- CLARKSON, D. T., SANDERSON, J. & RUSSELL, R. S., 1968. Ion uptake and root age. *Nature.* **220**, 805-806.
- CONFORTH, I. S., 1968. Relationships between soil volume used by roots and nutrient accessibility. *J. Soil Sci.* **19**, 291-301.
- CRESS, W. A., THRONEBERRY, G. O. & LINSEY, D. L., 1979. Kinetics of phosphorus absorption by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. *Plant Physiol.* **64**, 484-487.
- CUSHMAN, J. H., 1979. Analytical solution to solute transport near root surfaces for low initial concentration. I. Equations and development. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **43**, 1087-1090.
- CUSHMAN, J. H., 1984. Numerical study of some age-dependent parameters in root nutrient uptake. *Plant & Soil.* **79**, 123-141.
- DREW, M. C. & NYE, P. H., 1969. The supply of nutrient by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Plant & Soil.* **31**, 407-424.
- DREW, M. C. & SAKER, L. R., 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only one part of the root system. *J. Exp. Bot.* **26**, 79-90.
- DREW, M. C. & SAKER, L. R., 1978. Nutrient supply and growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increases in growth of lateral roots and in rates of phosphate uptake, in response to a

- localized supply of phosphate. *J. Exp. Bot.* **29**. 435-451.
- DREW, M. C. et al., 1984. Changes in the kinetics of phosphate and potassium absorption in nutrient-deficient barley roots measured by a solution-depletion technique. *Planta*. **160**. 490-499.
- ERDEI, L., OLÁH, Z. & BÉRCZI, A., 1983. Phases in potassium transport and their regulation under near equilibrium conditions in wheat seedlings. *Physiol. Plant.* **58**. 131-135.
- FÖHSE, D. & JUNGK, A., 1983. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant & Soil*. **74**. 359-368.
- FÖHSE, D., CLAASSEN, N. & JUNGK, A., 1991. Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant & Soil*. **132**. 261-272.
- GARDNER, W. K. & BOUNDY, K. A., 1983. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. IV. The effect of interplanting wheat and white lupin and the growth and mineral composition of the two species. *Plant & Soil*. **70**. 391-402.
- GARDNER, W. K., PARBERY, D. G. & BARBER, D. A., 1981. Proteoid root morphology and function in *Lupinus albus*. *Plant & Soil*. **60**. 134-148.
- GARDNER, W. K. et al., 1983. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus*. V. The diffusion of exudates away from roots: a computer simulation. *Plant & Soil*. **72**. 13-30.
- GLASS, A., 1975. The regulation of potassium absorption in barley roots. *Plant Physiol.* **56**. 377-380.
- GLASS, A., 1977. Regulation of K⁺ influx in barley roots: evidence for direct control by internal K⁺. *Aust. J. Plant Physiol.* **4**. 313-318.
- GRINSTED, M. J. et al., 1982. Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. I. pH change and the increase in P concentration. *New Phytol.* **1**. 19-29.
- HALLMARK, W. B. & BARBER, S. A., 1981. Root growth and morphology, nutrient uptake and nutrient status of soybeans as affected by soil K and bulk density. *Agron. J.* **73**. 779-782.
- HALLMARK, W. B. & BARBER, S. A., 1984. Root growth and morphology, nutrient uptake and nutrient status of early growth of soybeans as affected by soil P and K. *Agron. J.* **76**. 209-212.
- HEDLEY, M. J., NYE, P. H. & WHITE, R. E., 1982. Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. II. Origin of the pH change. *New Phytol.* **91**. 31-44.
- HEDLEY, M. J., WHITE, R. E. & NYE, P. H., 1982. Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III. Changes in L value, soil phosphate fractions and phosphatase activity. *New Phytol.* **91**. 45-56.
- HOWELER, R. H., EDWARDS, D. G. & ASHER, C. J., 1981. Application of the flowing culture solution techniques to studies involving mycorrhizas. *Plant & Soil*. **59**. 179-183.
- ITO, S. & BARBER, S. A., 1983a. A numerical solution of whole plant

- nutrient uptake for soil/root systems with root hairs. *Plant & Soil*. **70**. 403-414.
- ITO, S. & BARBER, S. A., 1983b. Phosphorus uptake by 6 plant species as related to root hairs. *Agron. J.* **75**. 457-461.
- JENSEN, P., 1978. Changes in ion transport in spring wheat during ontogenesis. *Physiol. Plant.* **43**. 129-135.
- JUNGK, A. & BARBER, S. A., 1975. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems. *Plant & Soil*. **42**. 227-239.
- JUNGK, A. et al., 1990. Influence of phosphate status on phosphate kinetics of maize and soybean. *Plant & Soil*. **124**. 178-182.
- KATHARI, S. K. MARSCHNER, H. & GEORGE, E., 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol.* **112**. 99-108.
- KUCHENBUCH, R. & JUNGK, A., 1982. A method for determining concentration profiles at the soil root interface by thin slicing rhizospheric soil. *Plant & Soil*. **68**. 391-394.
- LÖHMUS, K., OJA, T. & LASN, R., 1989. Specific root area: A soil characteristic. *Plant & Soil*. **119**. 245-249.
- MARSCHNER, H. & ÇAKMAK, I., 1986. Mechanism of phosphorus induced zinc deficiency. *Physiol. Plant.* **68**. 491-496.
- MARSCHNER, H. & RÖMHELD, V., 1983. In vivo measurement of root induced pH changes at the soil-root interface. Effect of plant species and nitrogen source. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. **111**. 241-251.
- NIELSEN, N. E. & BARBER, S. A., 1978. Differences among genotypes of corn in kinetics of P uptake. *Agron. J.* **70**. 695-698.
- NYE, P. H., 1984. pH changes and phosphate solubilization near roots. In: *Roots, nutrient and water influx and plant growth*. (Ed.: BOULDIN, D. R. & BARBER, S. A.) 89-101. ASA Spec. Publ. No. 49. SSSA.
- NYE, P. H. & KIRK, G. J., 1987. The mechanism of rock phosphate solubilization in the rhizosphere. *Plant & Soil*. **100**. 127-134.
- NYE, P. H. & TINKER, P. B., 1977. *Solute movement in the soil-root system*. Blackwell. Oxford.
- PERBY, H. & JENSEN, P., 1984. Net uptake and partitioning of nitrogen and potassium in cultivars of barley during ageing. *Physiol. Plant.* **61**. 559-565.
- PETTERSSON, S., 1936. Growth, content of K^+ and kinetics of K^+ (86RB) uptake in barley cultured at different low supply rates of potassium. *Physiol. Plant.* **66**. 122-128.
- PRENZEL, J., 1979. Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3 year field data. *Plant & Soil*. **51**. 39-49.
- REX, M., HARRACH, T. & NÉMETH, K., 1985. The influence of rooting density in the soil on P removal by cereals on soils with different yield potential. *Plant & Soil*. **83**. 127-131.
- RHODES, L. H. & GERDEMANN, J. W., 1975. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. *New Phytol.* **75**. 555-561.

- RODGERS, C. O. & BARNEIX, A. J., 1988. Cultivar differences in the rate of nitrate uptake by intact wheat plants as related to growth rate. *Physiol. Plant.* **72**. 121-126.
- ROBINSON, D. & RORISON, I. H., 1983. Relationships between root morphology and nitrogen availability in a recent theoretical model describing nitrogen uptake from soil. *Plant Cell Environ.* **6**. 641-646.
- RUSSELL, R. S. & CLARKSON, D. T., 1973. The uptake and distribution of potassium by crop plants. In: *Potassium in Biochemistry and Physiology*. 79-82. IPI Berne.
- RUSSELL, R. S. & SANDERSON, J., 1967. Nutrient uptake by different parts of the intact roots of plants. *J. Exp. Bot.* **18**. 491-508.
- SCHENK, M. K. & BARBER, S. A., 1979. Phosphate uptake by corn as affected by soil characteristics and root morphology. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **43**. 880-883.
- SCHENK, M. K. & BARBER, S. A., 1980. Potassium and phosphorus uptake by corn genotypes grown in the field as influenced by root characteristics. *Plant & Soil.* **54**. 65-76.
- SCHJÖRRING, J. K. & JENSEN, P., 1987. Phosphorus export from roots to shoots of barley, buckwheat and rape seedlings with different P status. *Physiol. Plant.* **70**. 58-64.
- SEWARD, P., BARRACLOUGH, P. B. & GREGORY, P. J., 1990. Modelling potassium uptake by wheat (*Triticum aestivum*) crops. In: *Plant nutrition - physiology and applications*. (Ed.: BEUSICHEM, M. L. VAN). 705-709. Kluwer Academic Publ. Wageningen.
- SIDDIQUI, M. Y. & GLASS, A. D. M., 1983. Studies of growth and mineral nutrition of barley varieties. Potassium uptake and its regulation. *Can. J. Bot.* **61**. 1551-1558.
- SILBERBUSH, M. & BARBER, S. A., 1983. Sensitivity of stimulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant & Soil.* **74**. 93-100.
- SKINNER, M. F. & BOWEN, G. D., 1974. The uptake and translocation of phosphate by micelial strands of pine mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.* **6**. 53-56.
- SKOGLEY, E. O. & SCHAFF, B. E., 1985. Ion diffusion in soils as related to physical and chemical properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **49**. 847-850.
- SYLVIA, D. M., 1989. Distribution, structure and function of external hyphae of VA mycorrhizal fungi. In: *Rhizosphere dynamics*. (Eds.: BOX, J. E. JR. & HAMMOND, L. C.) AAAS Sel. Symp. **113**. 144-160.
- VÉGH, K. R., 1991. Effect of soil water and nutrient supply on root characteristics and nutrient uptake of plants. In: *Plant roots and their environment*. (Ed.: PERSSON, H. & McMICHAEL, H.) 143-148. Elsevier. Amsterdam.
- VÉGH, K. R., FÜLEKY, G. & VARRÓ, T., 1990. Phosphorus diffusion to barley roots as influenced by moisture and phosphorus content of soils. In: *Plant nutrition, physiology and applications*. (Ed.: VAN BEUSICHEM, M. L.). 147-151. Kluwer Publ. Wageningen.
- WHITE, R. E., 1973. Studies on mineral ion absorption by plants. II. The interaction between metabolic activity and rate of phosphorus uptake. *Plant & Soil.* **38**. 509-523.
- WILD, A., WOODHOUSE, P. J. & HOPPER, M. J., 1979. A comparison

- son between the uptake of potassium by plants from solutions of constant potassium concentration and during depletion. J. Exp. Bot. **30**. 697-704.
- DE WILLIGEN, P. & VAN NOORDWIJK, M., 1987. Roots, plant production and nutrient use efficiency. Ph.D. Thesis. Wageningen.
- WOODHOUSE, P. J., WILD, A. & CLEEMENT, C.R., 1978. Rate of uptake of potassium by three crop species in relation to growth. Exp. Bot. **29**. 885-894.

R. VÉGH KRISZTINA
MTA Talajtani és Agrokémiai
Kutató Intézete, Budapest

Érkezett: 1992. január 20.